Herrn Frederik V. Coville
hochachtungsvoll
A. Engler

# ÜBER
# DIE GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG DER RUTACEEN
## IM VERHÄLTNISS
## ZU IHRER SYSTEMATISCHEN GLIEDERUNG.

VON

ADOLF ENGLER.

AUS DEN ABHANDLUNGEN DER KÖNIGL. PREUSS. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN ZU BERLIN VOM JAHRE 1896.

MIT 3 TAFELN.

SMITHSONIAN INSTITUTION
393639
APR 5 1937
NATIONAL MUSEUM

QK
495
R98E58
1896
Bot.

BERLIN 1896.

VERLAG DER KÖNIGL. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

IN COMMISSION BEI GEORG REIMER.

95
98E58
896
Bot

# ÜBER
# DIE GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG DER RUTACEEN
## IM VERHÄLTNISS
## ZU IHRER SYSTEMATISCHEN GLIEDERUNG.

VON

ADOLF ENGLER.

AUS DEN ABHANDLUNGEN DER KÖNIGL. PREUSS. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN ZU BERLIN VOM JAHRE 1896.

MIT 3 TAFELN.

---

BERLIN 1896.

VERLAG DER KÖNIGL. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

IN COMMISSION BEI GEORG REIMER.

Gelesen in der Sitzung der phys.-math. Classe am 16. Januar 1896
[Sitzungsberichte St. II. S. 5].
Zum Druck eingereicht am 9. April, ausgegeben am 2. Juni 1896.

83.23
E58
Bot.

Systematisch botanische Studien gewinnen erheblich an allgemeiner Bedeutung, wenn bei einem zweifellos natürlichen Formenkreis nach Ermittelung der phylogenetischen Stufenfolge die Gruppirung der Gattungen der letzteren möglichst angepafst und zugleich die geographische Verbreitung der einzelnen Gruppen sorgfältig beachtet wird. Es ergeben sich dann oft so auffallende Correlationen zwischen der geographischen Verbreitung und der systematischen Gruppirung, dafs wenigstens einzelne Momente aus der Entwickelungsgeschichte der untersuchten Formenkreise deutlich hervortreten. Allerdings sind dies nur einzelne, vielfach nur die hauptsächlichsten Grundzüge in der Entwickelung, während über den zahlreichen Einzelvorgängen, welche die Formenentwickelung und die Formenverbreitung bewirkt haben, ein Schleier liegt, den wir nur selten in befriedigender Weise werden lüften können. Aber jeder Monograph einer Familie oder gröfseren Gattung macht die Erfahrung, dafs die scheinbar so trockenen Herbarstudien durch die Aufdeckung der Verwandtschaftsverhältnisse und das Eingehen auf die Verbreitung der einander nahe stehenden Verwandtschaftskreise erheblich an Reiz gewinnen. Leider sind aber immer noch wenig systematische Botaniker geneigt, diesen Fragen eine gröfsere Beachtung zu schenken und sie mit demselben Interesse zu behandeln, das sie den Nomenclaturfragen entgegenbringen.

Schon vor mehr als zwei Jahrzehnten hatte ich mich mit der über einen grofsen Theil der Erde verbreiteten und etwa 750 Arten zählenden Familie der Rutaceen und den ihr zunächst stehenden Familien beschäftigt, und in den letzten Jahren hatte ich diese Familie für die Bearbeitung in den von mir herausgegebenen »Pflanzenfamilien« noch genauer studirt.

Die Familie ist bekanntlich, wie ich vor 21 Jahren gezeigt habe, in ihren Blüthenmerkmalen nicht scharf geschieden von den nahestehenden Familien der Geraniaceen, Zygophyllaceen, Simarubaceen, Burseraceen und Meliaceen; sie ist jedoch sehr scharf charakterisirt durch die in den Stengeln und Zweigen oder Laubblättern, oft auch in den Blüthenphyllomen vorkommenden lysigenen Öldrüsen, welche bei den *Dictyolomeae* durch mehrzellige Öldrüsen mit nicht resorbirten Wänden vertreten sind. In den Blüthen ist bekanntlich als constantes, aber auch anderen *Geraniales* zukommendes Merkmal die Stellung der Samenanlagen mit ventraler Raphe und nach oben gekehrter Mikrophyle zu beachten; diese Stellung ist insofern constant, als bei Vorhandensein einer einzigen Samenanlage dieselbe stets und bei Vorhandensein von zwei oder mehreren Samenanlagen in einem Carpell wenigstens eine oder einige in der angegebenen Weise orientirt sind.

Sehen wir zunächst von dem vielfach mit den klimatischen Verhältnissen im vollsten Einklang stehenden, bei der weiten Verbreitung in allen tropischen und subtropischen Gebieten aber sehr verschiedenen Habitus der Rutaceen ab, so treten als rein morphologische und theilweise auch biologische, aber vom Klima unabhängige Merkmale in den Vordergrund: die Entwickelung der Blüthenhüllen, die Zahl der Samenanlagen in den Carpellen, der Vereinigung der Carpelle, die Entwickelung der Frucht zu einer in meist aufspringende Theilfrüchte mit sich ablösendem Endocarp zerfallenden oder zu einer Steinfrucht oder Flügelfrucht oder zu einer Beere, die Erhaltung des Nährgewebes in den Samen bis zur Keimung oder die vollständige Aufzehrung desselben durch den Keimling. Auf den in diesen Verhältnissen sich darbietenden morphologischen Fortschritten basirt die von mir in den Pflanzenfamilien (III. 4 S. 110, 111) gegebene Gliederung der Familie; ich mufs jedoch erklären, dafs ich die 3 bei der Familie auftretenden Hauptformen der Fruchtbildung für vollkommen gleichwerthig ansehe, dafs ich unter den jetzt lebenden Rutaceen nicht die beerenfrüchtigen oder die steinfrüchtigen oder die kapselfrüchtigen als die weiter vorgeschrittenen anzusehen vermag; jede dieser 3 Fruchtformen ist für die Verbreitung der Samen geeignet und somit auch zur Erhaltung befähigt gewesen, und in jeder der 3 durch ihre Fruchtbildung charakterisirten Sippen finden sich Gattungen mit auf niederer Stufe stehenden Blüthen und solche mit vorgeschrittenerem Blüthenbau. Es ist ferner zwar sehr wohl denkbar und der Differenzirung der Gewebe entsprechend, dafs die

Früchte zunächst mit fleischigem Pericarp versehen waren, dafs dann bei einem Theil der Rutaceen das Pericarp sich in ein fleischiges Mesocarp und ein hartes Endocarp sonderte und dafs schliefslich das pergamentartig gewordene Endocarp die Fähigkeit, sich elastisch abzulösen und die Samen herauszuschleudern, erlangte; aber es fehlt an Anhaltspunkten dafür, dafs irgendwelche Gattungen mit verschiedenartiger Frucht unter einander in näherer verwandtschaftlicher Beziehung stehen, als die Gattungen mit gleichartiger Fruchtentwickelung. Sodann fällt aber noch ein anderer Umstand bei den Erwägungen über einen etwaigen Fortschritt in der Fruchtbildung erheblich in's Gewicht. Die kapselfrüchtigen Rutaceen stehen zwar in der Entwickelung des Pericarpes höher als die steinfrüchtigen und beerenfrüchtigen; aber sie nehmen eine niedere, d. h. dem urspünglichen Verhalten näher stehende Stufe ein hinsichtlich der Vereinigung der Carpelle. Diese ist bei den mit aufspringenden Kapselfrüchten versehenen Rutaceen eine oft sehr geringe, in sehr vielen Fällen nur vor der Befruchtung durch die Vereinigung der Griffel bewirkte, während bei den steinfrüchtigen und beerenfrüchtigen Rutaceen die Carpelle entweder gänzlich oder mit ihren Ovarien unter einander vereint sind, also gerade mit dem Theil, welcher bei den kapselfrüchtigen entweder von Anfang an frei ist oder bei der Fruchtreife frei wird. Man kann also die Hauptmasse der Rutaceen auf 3 Unterfamilien vertheilen: 1. *Rutoideae* mit bei der Reife getrennten Carpellen und vorzugsweise aufspringenden Früchten, 2. *Toddalioideae* mit syncarpem Gynäceum und Steinfrüchten, 3. *Aurantioideae* mit syncarpem Gynäceum und Beerenfrüchten. Es bleiben dann noch einige Gattungen übrig, welche theils sich einer dieser 3 Unterfamilien, theils aber auch einer der mit den Rutaceen verwandten Familien nähern. Die nur 2 Arten zählende Gattung *Dictyoloma* DC. besitzt das Gynäceum der *Rutoideae*; aber die in den Blättern vorhandenen Öldrüsen sind nicht lysigen, die Blätter doppelt gefiedert, die Staubblätter am Grunde mit Schüppchen versehen, wie bei vielen Simarubaceen und Zygophyllaceen und vor Allem fehlt dieser im tropischen Amerika vorkommenden Gattung irgend welcher Anschlufs an eine andere jetzt lebende, sie ist aufserdem durch mehreiige Carpelle charakterisirt, welche bei den zunächst stehenden *Rutoideae* verhältnifsmäfsig selten und bei keiner der amerikanischen Rutaceen vorkommen; diese Gattung mufs also im Rutaceenstamm von Anfang an eine selbständige Stellung eingenommen haben und stellt daher eine eigene Unterfamilie

*Dictyolomoideae* dar. Ähnlich ist es mit den *Flindersioideae*, *Flindersia* R. Br. und *Chloroxylon* DC., die man früher zu den Meliaceen gestellt hatte;[1] sie haben die lysigenen Drüsen der Rutaceen, vor der Befruchtung vollständig vereinte Carpelle, eine fachspaltig oder scheidewandspaltig aufspringende Kapsel mit bleibendem Endocarp und mehrere Samen in den Fächern. Sie sind also eine Art Bindeglied zwischen den Rutaceen und Meliaceen, wegen ihrer lysigenen Drüsen aber entschieden der ersteren zuzurechnen. Endlich findet sich auf den Inseln West-Indiens eine Gattung *Spathelia* L., die im Habitus mit einzelnen *Fagara*, aber auch mit gewissen *Bursera* und *Boswellia* übereinstimmt, mit lysigenen Drüsen nur an den Blatträndern versehen ist, ein Gynäceum wie die *Toddalioideae* besitzt, bei der Fruchtreife aber durch eine geflügelte Steinfrucht mit einem 3-fächerigen Steinkern ausgezeichnet ist. Zudem kommen auch hier am Grunde der Staubblätter bisweilen schuppenförmige Bildungen vor, wegen deren man auch die Gattung zu den Simarubaceen stellen wollte.[2] Endlich ist auch noch als anatomische Eigenthümlichkeit constatirt worden, dafs in der Rinde und dem Mark ölführende Secretzellen zerstreut vorkommen. Alles dies rechtfertigt die Absonderung der Gattung *Spathelia* von den übrigen Rutaceen als Vertreter einer Unterfamilie *Spathelioideae*.

## *Rutoideae-Xanthoxyleae.*

Wenden wir uns nun der Hauptmasse der übrigen Rutaceen zu, so finden wir unter den *Rutoideae* zunächst 2 Gruppen dadurch ausgezeichnet, dafs bei ihnen noch Gattungen auftreten, die in ihren Carpellen mehr als 2 Samenanlagen besitzen, während bei allen übrigen Rutoideen und namentlich bei allen, die gewisse morphologische Fortschritte in der Blüthe aufzuweisen haben, die Zahl der Samenanlagen nicht über 2 hinausgeht. Diese beiden Gruppen sind die *Xanthoxyleae* und *Ruteae*. Wir fassen zunächst die *Xanthoxyleae* in's Auge, 1. weil zu ihnen eine Gattung, *Xanthoxylum* L. selbst, gehört, die nur eine einfache Blüthenhülle besitzt, mit welcher die darauf folgenden Staubblätter alterniren, 2. weil diese gattungsreiche Gruppe eine grofse Zahl von Gattungen mit

[1] Bentham et Hooker, Gen. pl. I. 340.
[2] Bentham et Hooker, Gen. pl. I. 315.

nur schwach corollinischer Ausbildung der Blüthenhüllen enthält. *Xanthoxylum*, durch die einfache Blüthenhülle auf niederer Stufe stehend, ist aber wegen ihrer stets 2-eiigen Carpelle weiter vorgeschritten als 3 andere Gattungen, *Pagetia* F. Muell., *Bouchardatia* Baill. und *Bosistoa* F. Muell. mit mehreiigen Carpellen. Die Sonderstellung von *Xanthoxylum* kommt auch in ihrer geographischen Verbreitung zum Ausdruck. Zwar finden sich einige ihrer Arten im subtropischen Amerika und subtropischen Asien; aber die übrigen gehören dem temperirten Ost-Asien und dem atlantischen Nord-Amerika an, es convergiren diese Verbreitungsgebiete erst im Polargebiet, wie es bei so vielen Gattungen der Fall ist, welche sicher in der Tertiärperiode existirten und von den Polarländern aus einerseits das nordöstliche Asien, andererseits das atlantische Nord-Amerika oder auch das pacifische Nord-Amerika besiedelten. Die 3 bereits genannten Xanthoxyleengattungen *Pagetia* F. Muell., *Bouchardatia* Baill. und *Bosistoa* F. Muell., welche durch mehreiige Carpelle vor allen anderen ausgezeichnet sind, bei der Reife aber nur 2 (*Bouchardatia*) oder 1 Samen in denselben enthalten, welche ferner alle gegenständige Blätter besitzen, sind auf die Uferwälder Ost-Australiens in dem kleinen Küstenstrich $23\frac{1}{2}°-30°$ s. Br. beschränkt. In diesem selben Gebiet kommt auch die ebenfalls mit gegenständigen, aber einfachen Blättern versehene Gattung *Pleiococca* F. Muell. vor, die sich dadurch auszeichnet, dafs die Zahl der Carpelle die der Kelchblätter übersteigt. Die Zahl der Samenanlagen beträgt hier aber schon nur 2, wie bei allen folgenden Gattungen der *Xanthoxyleae-Evodiinae*. Von diesen besitzen *Melicope* Forst., *Sarcomelicope* Engl., *Pentaceras* Hook. f. und *Pelea* A. Gray ebenfalls 2 Staubblattkreise, wie die 4 genannten ost-australischen Gattungen, hingegen *Fagara* L., *Geijera* Schott, *Evodia* Forst., *Boninia* Planch., *Orixa* Thunb. nur einen Staubblattkreis; innerhalb der Gattung *Melicope* treten aber auch Arten mit 4 Staminodien an Stelle der epipetalen Staubblätter auf, und es ist kaum zweifelhaft, dafs die haplostemonen Gattungen sich aus obdiplostemonen Formen entwickelt haben. Dafs bei einzelnen Gattungen die Blätter gegenständig, bei anderen die Blätter wechselständig sind, ist nicht von Belang, da diese Verschiedenheit bei unserer Familie auch innerhalb derselben Gattung angetroffen wird. In dem Verbreitungsgebiet der 4 zuerst besprochenen Gattungen kommen auch noch *Pentaceras* Hook. f. und einige Arten von *Geijera* vor, doch ist letztere noch weiter verbreitet, südwärts bis Victoria und von da nach Süd- und West-Australien,

und endlich kommt eine Art *G. cauliflora* H. Baill. in Neu-Kaledonien vor, das zugleich aus der Gruppe der *Xanthoxyleae-Evodiinae* eine endemische Gattung *Sarcomelicope* besitzt, welche durch ein sehr dickes Mesocarp ausgezeichnet ist. Weiter ab von Australien werden wir geführt, wenn wir der Verbreitung der Gattungen *Melicope, Evodia, Boninia, Orixa, Pelea* und *Fagara* nachgehen. Im subtropischen Ost-Australien stofsen wir noch auf 4 Arten von *Melicope*, von denen 3 zwei Staubblattkreise besitzen, 1 einen Staubblattkreis und einen Staminodialkreis; sodann kennen wir 2 Arten in Neu-Seeland, 1 auf den Philippinen, 1 auf Borneo und 2 auf Malakka. Von *Melicope* nur sehr wenig durch klappige Knospenlage der Blüthenblätter verschieden ist die artenreiche Gattung *Pelea*, von der 3 Arten in Neu-Kaledonien, 1 auf Madagaskar und 18 auf den Sandwich-Inseln wachsen, wobei noch zu bemerken ist, dafs die Arten jeder Inselgruppe für sich eine durch wenige Merkmale charakterisirte Section bilden. Der grofse Artenreichthum von *Pelea* auf den Sandwich-Inseln findet seine Analogie in dem Verhalten vieler anderer daselbst vorkommender Gattungen. Die *Melicope* ebenfalls nahestehende Gattung *Evodia* Forst. besitzt etwa 45 Arten in 2 Sectionen. Zu der durch einfache oder gedreite Blätter und nur wenig vereinte Carpelle ausgezeichneten Section *Lepta* (Lour.) gehören 6 ebenfalls in Ost-Australien vorkommende Arten, 1 auf der Lord Howes-Insel, 3 in Neu-Kaledonien, 9 in Hinter-Indien, darunter *E. triphylla* DC. auf den Philippinen, in China und Süd-Japan, *E. glabra* Blume auch auf Java, *E. Roxburghiana* Benth. auch in Cochinchina, auf Java und den Fidschi-Inseln, ferner 2 nur auf Sumatra, 1 nur auf Java, 1 nur auf Borneo. 3 Arten, wie die vorigen mit gedreiten Blättern, kommen in Kaiser Wilhelms-Land auf Neu-Guinea vor und *E. hortensis* Forst. ist auf den Fidschi-Inseln, den Wallis-Inseln, den Neuen Hebriden und auf Neu-Guinea constatirt worden. Zu diesen, wie wir sehen, auf den Inseln des indischen Archipel verbreiteten Arten kommen aber andere, mit einfachen Blättern versehene, welche von dem Centrum der gedreitblättrigen noch weiter entfernt sind, nämlich 3 Arten auf Madagaskar und 2 auf den Maskarenen, endlich 7 auf den sonst an endemischen Arten so armen Gesellschafts-Inseln. Die zweite Section von *Evodia, Tetradium* (Lour.) umfafst 4 Arten mit gefiederten Blättern und stärker vereinten Carpellen, welche im Himalaya, im mittleren China und Cochinchina, theilweise auch im südlichen Japan nachgewiesen wurden. Die bemerkenswertheste Thatsache der Verbreitung von *Evodia* ist das Vor-

kommen auf den Gesellschafts-Inseln, den Maskarenen und Madagaskar, das Fehlen an der afrikanischen Küste und in Vorder-Indien.

Nur wenig von *Evodia* verschieden ist die auf den Bonin-Inseln mit 2 Arten vertretene Gattung *Boninia* Planch. und die vorzugsweise durch eingeschlechtliche Blüthen, sowie durch eineiige Carpelle charakterisirte Gattung *Orixa* Thunb., deren einzige Art vom mittleren China bis in das mittlere Japan vorkommt. Die artenreichste Gattung der Rutaceen ist *Fagara* L., die lange Zeit mit Unrecht zu *Xanthoxylum* L. gerechnet wurde und, wie aus der Verbreitungskarte ersichtlich, in fast allen tropischen Ländern verbreitet ist. Es dürften etwa 140–150 Arten bekannt sein, von denen die meisten auf die Section *Macqueria* mit 5- oder 4-theiligen Blüthen und mit sich ablösendem Endocarp entfallen; dieselben sind sowohl im tropischen Asien wie im tropischen Afrika und Amerika zahlreich, und zwar herrschen im Allgemeinen in der alten Welt Arten mit 4-gliedrigen Blüthen, in der neuen Welt solche mit 5-gliedrigen Blüthen vor; ein durchgreifender Unterschied ist jedoch nicht vorhanden; beachtenswerth ist aber, dafs die kleine 9 Arten zählende Gruppe *Pterota* (P. Browne), welche 4-theilige Blüthen und geflügelte Blattstiele besitzt, sich von Paraguay und Argentinien, sowie von den angrenzenden südlichen Provinzen Brasiliens durch die Anden nach West-Indien und Central-Amerika, sowie bis nach Florida erstreckt, dagegen im mittleren und nördlichen Brasilien, sowie in Guiana fehlt. Neben *Macqueria* sind als kleinere, aber gut charakterisirte Sectionen zu nennen: *Mayu* Engl. mit 1 Art auf Juan Fernandez, *Tobinia* Desv. mit etwa 13 Arten, die durch 3-theilige Blüthen ausgezeichnet sind, auf den west-indischen Inseln und in Columbien; ferner in der alten Welt *Blackburnia* Forst., ausgezeichnet durch nur theilweise sich ablösendes Endocarp, mit 6 Arten in Nord-Ost-Australien, von denen eine auch auf der Lord Howes Insel vorkommt, und mit 6 sehr variablen Arten auf den Sandwich-Inseln. Diese Arten sind auch dadurch interessant, dafs nicht selten die gefiederten Blätter in gefingerte übergehen und von den 4 Blüthenblättern bisweilen je 2 mit einander verwachsen. So sehen wir also an der Peripherie des ausgedehnten Areals von *Fagara* eigenartige Gruppen dieser Gattung auftreten.

Dieser Überblick über die *Xanthoxyleae-Evodiinae* zeigt uns deutlich, dafs diese Gruppe vorzugsweise auf den Inseln und dem westlichen Küstengelände des stillen Oceans entwickelt ist, und dafs nur einzelne Gattungen

weiter nach Westen und Osten vorgedrungen sind, das continentale Afrika und Amerika haben nur Vertreter der Gattung *Fagara*, letzteres auch noch solche der Gattung *Xanthoxylum* aufzuweisen. Bei der grofsen Verbreitung einzelner Arten und Gattungen auf entfernten Inseln und Inselgebieten ist es wichtig, die Verbreitungsmittel dieser Gruppen kennen zu lernen. Die Früchte besitzen nur äufserst selten ein fleischiges Mesocarp, das Vögel zum Genufs verlocken könnte, es fehlt gänzlich an Haftapparaten, welche ein Verschleppen der Früchte bewirken könnten, und die Samen sind, wie bei allen Rutaceen, so schwer, dafs eine Verbreitung durch den Wind über grofse Meeresstrecken hinweg gänzlich ausgeschlossen ist. Aber die Früchte springen auf, und die stets glatten kugeligen, sehr oft durch starken Metallglanz und stahlblaue Färbung ausgezeichneten Samen, welche bei der Reichblüthigkeit der Blüthenstände in grofser Zahl producirt werden, liegen offen da in den aufgesprungenen Früchten, festgehalten durch den Funiculus und oft auch an diesem heraushängend. Die meist recht dicke Samenschale gewährt sicheren Schutz dem reichlichen Nährgewebe und dem in demselben eingeschlossenen Embryo. Leider fehlt es gänzlich an Nachrichten darüber, ob diese Samen von Vögeln aufgesucht, verschluckt und dann in noch keimfähigem Zustande wieder herausgegeben werden; es ist aber kaum anders möglich, dafs dem so ist, denn nur auf diese Weise ist es denkbar, dafs die Verbreitung dieser Pflanzen auf den vulkanischen Inseln des stillen und indischen Oceans eine so ausgedehnte werden konnte. Wäre die Verbreitung der Xanthoxyleen-Gattungen nicht auf diesem Wege erfolgt, dann bleibt nur die Annahme übrig, dafs alle vulkanischen Inseln des stillen und indischen Oceans einst einem versunkenen Continente angehört haben. Es wäre leichtfertig, diese Annahme auf die geographische Verbreitung der Pflanzen allein zu gründen, bevor man nicht genau über die Verbreitungsmittel der die Inseln bewohnenden Pflanzen unterrichtet ist. Nach meiner Ansicht spricht aber auch noch ein anderer Umstand für die erste Annahme, das ist der, dafs vorzugsweise andere Arten auf den oceanischen Inseln wachsen, als auf den Continenten und auf den jetzt insularen, ehemals continentalen Gebieten des indischen Archipels, desgleichen auch die Thatsache, dafs auf einzelnen Inselgebieten, wie den Sandwich-Inseln und den Gesellschafts-Inseln einzelne Gattungen zu einem grofsen Formenreichthum gelangt sind. Daraus ergiebt sich, dafs die Besiedelung der vulkanischen Inseln mit den Inlandformen, welche in

den südlichen Randländern des stillen Oceans ihren Ursprung hatten, sich nicht so oft wiederholt hat wie bei den Arten der Strandformationen, deren Samen und Früchte immer wieder vom Meer herangespült werden. Aus der grofsen Anzahl von nahestehenden Arten einer Insel oder eines Inselgebietes auf ein sehr hohes Alter der Einwanderung zu schliefsen, halte ich nicht für gerechtfertigt; denn wir sehen nicht selten in Cultur genommene Arten unter neuen Verhältnissen sich in eine grofse Zahl neuer Formen spalten, und es ist auf Inselgebieten mit verhältnifsmäfsig geringer Zahl von concurrirenden Formen für eine Art, welche dort geeignete Existenzbedingungen findet, die Möglichkeit gegeben, sich in einer gröfseren Zahl von Varietäten zu erhalten. Wenn also auch die oceanischen Inseln erst in der Tertiärperiode emporgestiegen sein sollten, so würde die seit derselben verflossene Zeit sehr wohl zur Entwickelung der auf diesen Inseln vorkommenden endemischen Arten ausreichend gewesen sein. In der Tertiärperiode waren aber sicher auch im südlichen Australien, auf den südlichen oceanischen Inseln und in den Süd-Polarländern die Bedingungen für eine subtropische Vegetation gegeben, so dafs Arten der in Ost-Asien und Australien entstandenen Gattungen auch nach Süd-Amerika gelangen konnten, sofern ihre Samen nur von Insel zu Insel verbreitet werden konnten.

An die *Xanthoxyleae-Evodiinae* schliefsen sich an die *Lunasiinae*, die *Decatropidinae*, die *Choisyinae* und *Pitaviinae*, die ersteren mit sehr kleinen Blüthen in kleinen kopfförmigen Knäueln und auf die Sunda-Inseln beschränkt, habituell durch ihre abwechselnden, langgestielten, dünnkrautigen, lanzettlichen und am Rande welligen Blätter mehr an Euphorbiaceen als an die übrigen Rutaceen erinnernd, und die 3 letzteren in den Blättern mit den *Evodiinae* übereinstimmend, aber mit weifsen Blüthen, sowie die meisten *Evodiinae* mit Nährgewebe im Samen und mit flachen Keimblättern. Die *Decatropidinae* und *Choisyinae* haben wie alle anderen *Xanthoxyleae* aufspringende Theilfrüchte mit sich ablösendem Endocarp; die *Pitaviinae* dagegen unterscheiden sich von allen anderen *Xanthoxyleae* durch steinfrüchtige Theilfrüchte; sodann sind die *Choisyinae* durch abfallende Kelchblätter und ziemlich grofse weifse Blumenblätter charakterisirt. Nur die letztere Gruppe ist durch die Gattungen *Medicosma* Hook. f. und *Dutaillyea* Baill. noch im australischen Gebiet vertreten; erstere findet sich auch in Ost-Australien, letztere auf Neu-Kaledonien. *Dutaillyea* Baill. weicht von den übrigen *Choisyinae* dadurch ab, dafs nur ein Staubblattkreis vorhanden ist, stimmt

aber darin mit mehreren *Evodiinae* überein. Die verwandtschaftlichen Beziehungen Ost-Australiens zu den Sandwich-Inseln, welche schon bei *Fagara* Scott, *Blackburnia* und *Pelea* hervortraten, zeigen sich auch in der Gruppe der *Choisyinae* darin, dafs auf den Sandwich-Inseln eine Gattung *Platydesma* Mann vorkommt, welche *Medicosma* Hook. f. nahesteht; sie ist hauptsächlich durch verwachsene Staubblätter charakterisirt. Von den 3 noch übrigen Gattungen der *Choisyinae* finden sich *Peltostigma* Walp. und *Choisya* Kunth ziemlich unter denselben Breiten wie *Platydesma*, *Choisya* in Mexiko, *Peltostigma* auf Jamaika, während die mit *Choisya* sehr nahe verwandte Gattung *Astrophyllum* Torr. et Gray in Arizona vorkommt. Auf Central-Amerika sind auch die 3 von Hooker fil. aufgestellten Gattungen der *Decatropidinae*, *Decatropis*, *Polyaster* und *Megastigma* beschränkt, während die durch steinfrüchtige Theilfrüchte charakterisirte Gattung *Pitavia* Molina nur im mittleren Chile vorkommt. Die meisten dieser Gattungen sind monotypisch; es würde zu überflüssigen Hypothesen führen, wenn wir versuchen wollten, für dieselben irgend einen bestimmten Anschlufs bei den *Evodiinae* zu ermitteln; wir begnügen uns mit der feststehenden Thatsache, dafs sie denselben näher stehen als anderen Rutaceen, und wie ihre Verbreitung zeigt, aus dem alten Xanthoxyleenstamm hervorgegangen sind, welcher zur reichsten Entwickelung von Gattungen an den Gestaden des stillen Oceans und ursprünglich wohl an den dem Südpol zunächst gelegenen gelangt ist.

## *Rutoideae-Ruteae.*

Die *Ruteae* sind mit Ausnahme des im Damara-Land vorkommenden *Thamnosma africanum* Engl. alle der nördlich gemäfsigten Zone eigenthümlich; die Areale der Gattungen convergiren nach den nördlichen Gestaden des stillen Oceans, obwohl gegenwärtig der gröfste Artenreichthum der Gruppe im Mittelmeergebiet anzutreffen ist. Von den *Rutinae* ist *Boenninghausenia* Rchb. von den Grenzen Afghanistans bis nach Japan verbreitet, die nahestehende Gattung *Psilopeganum* Hemsley findet sich in der Mitte der Areale von *Boenninghausenia* in Hupeh im mittleren China. In den Blüthenmerkmalen ist von *Psilopeganum* Hemsley die ebenfalls bicarpelläre Gattung *Thamnosma* Torr. kaum verschieden, und die 4 Arten dieser Gattung haben die eigenartigste Verbreitung in der ganzen Familie: *Th. montanum* Torr.

findet sich im südlichen Kalifornien, in Utah und Nord-Amerika, eine zweite Art *Th. texanum* (Gray) Torr. in Texas, eine dritte *Th. socotranum* Balf. f. auf Socotra und eine vierte *Th. africanum* Engl. im Damara-Land; dabei stimmt die letztere Art mit der socotraner zwar in der Beschaffenheit der Samen, im Habitus aber mehr mit den amerikanischen Arten überein. Ein diphyletischer Ursprung ist wahrscheinlich die Ursache dieser eigenartigen Verbreitung der heutigen Gattung *Thamnosma* Torr. Die nordamerikanischen Arten, welche wir als Untergattung *Euthamnosma* Engl. bezeichnen können, dürften wie *Psilopeganum* von einer mit *Boeninnghausenia* verwandten Rutacee abstammen, *Th. socotranum* Balf. f. und *Th. africanum* Engl., welche die Untergattung *Palaeothamnosma* Engl. ausmachen, dürften aus *Ruta* oder den nächsten Vorfahren von *Ruta* hervorgegangen sein. Das isolirte Vorkommen der süd-afrikanischen Art *Th. africanum* Engl. zeigt, wie weit entfernt vom Entwickelungscentrum einer Gruppe einzelne Arten derselben noch auftreten können, wenn solche erst wieder die eigenartigen Existenzbedingungen wiederfinden, welche in dem ersteren dargeboten wurden. Die artenreichste Gattung der Gruppe, *Ruta* L., ist von Dahurien bis nach den kanarischen Inseln verbreitet, sie ist bekanntlich im Mittelmeergebiet überall anzutreffen und in den Steppengebieten desselben mit der sehr formenreichen Section *Haplophyllum* vertreten, welche auch noch ganz besonders dadurch interessant ist, dafs bei ihr eine Reduction in der Zahl der Samenanlagen von 6 auf 2 und auch geschlossene Theilfrüchte an Stelle der aufspringenden vorkommen. Entsprechend den klimatischen Verhältnissen finden wir bei *Ruta* alle Übergänge von der Staude zum Halbstrauch und auf den kanarischen Inseln sogar eine Art *Ruta pinnata* L. f., die wie so viele kanarische Arten mediterraner Gattungen unter dem Einflufs des gleichmäfsigen Klimas sich zu einem Strauch entwickelt hat. Endlich ist noch den *Rutinae* die durch 1 Carpell, gegenständige Blätter und strauchigen Wuchs ausgezeichnete Gattung *Cneoridium* Hook. f. zuzurechnen, welche auf das südliche Kalifornien beschränkt ist. Wir sehen also die Mehrzahl der Gattungen der *Rutinae* auf der nördlichen Hemisphaere in den Ländern zu beiden Seiten des stillen Oceans. Die auf dem Höhepunkt der Entwickelung stehende Gattung *Ruta* ist allerdings in Ost-Asien nicht durch Arten vertreten, welche so wie die mediterranen echten *Ruta* den Ausgangspunkt für die in dieser Gattung aufgetretenen Umgestaltungen bilden konnten, und es ist daher nicht unwahr-

scheinlich, dafs *Ruta* von einer ost-asiatischen Stammform abstammt, aus der anderseits *Boenninghausenia* hervorgegangen ist. Die *Dictamninae* enthalten nur 1 Art *Dictamnus albus* L., von der allerdings verschiedene Varietäten unterschieden werden können; aber es ist nicht möglich, dieselben schärfer zu begrenzen. Wie aus dem Verbreitungskärtchen zu ersehen ist, ist das Areal von *Dictamnus* etwas weiter nach Norden vorgeschoben, als dasjenige von *Ruta* und reicht auch noch etwas weiter nach Osten. *Dictamnus* ist keineswegs sehr nahe mit den *Ruteae* verwandt, der Habitus ist ein anderer als bei diesen und die wenn auch schwache Zygomorphie der ansehnlichen Blüthen ist ein hervorragendes Merkmal; durch das sich ablösende Endocarp nähern sich die *Dictamninae* mehr den *Xanthoxyleae* als die *Rutinae*, und es ist ganz zweifellos, dafs *Dictamnus* neben den *Rutinae* selbständig entstanden ist und nicht dem Zweig der vorher besprochenen Gattungen angehört.

## *Rutoideae-Boronieae.*

Unter den übrigen Gruppen der *Rutoideae* sind zunächst die *Boronieae* zu betrachten, meist Halbsträucher und Sträucher mit gegenständigen oder wechselständigen, bisweilen gedreiten oder gefiederten Blättern und mit ziemlich ansehnlichen, corollinisch gefärbten Blüthen. Die zahlreichen (17) Gattungen, welche zusammen etwa 145 Arten umfassen, gehören zu den charakteristischen Bestandtheilen der Gesträuchflora in den Küstenländern von Ost-, Süd- und West-Australien, namentlich auch der gebirgigen Gegenden. Da sie alle in ihren Samen Nährgewebe besitzen und abgesehen von den corollinischen Blüthen sich von den *Xanthoxyleae-Evodiinae* vorzugsweise durch den stielrunden Embryo mit schmalen Keimblättern unterscheiden, so ist ganz sicher, dafs die *Boronieae* nichts weiter, als etwas vorgeschrittene *Xanthoxyleae-(Evodiinae)* sind, welche sich in Australien und auch nach dem benachbarten ehemals wohl mit Australien verbundenen Neu-Kaledonien ausgebreitet haben, im Übrigen nur noch mit einer Art in Neu-Seeland vertreten sind. Die Blüthenverhältnisse compliciren sich in dieser durchweg auf Insectenbestäubung angepafsten Gruppe erheblich; die Staubblätter sind bald in 2 Kreisen fertil, bald nur in dem einen, bald auf einen einzigen Kreis beschränkt. Innerhalb der beiden

grössten Untergruppen, der *Boroniinae* mit gegenständigen Blättern und der *Eriostemoninae* mit wechselständigen Blättern stehen sich die Gattungen aufserordentlich nahe, so dafs dieselben auch verschieden begrenzt werden. In Süd- und West-Australien treten die *Boronieae* sparsamer auf als in Ost-Australien, und hier sind auch Gattungen mit weiter vorgeschrittenen Blüthen und Blüthenständen entstanden, die als Vertreter eigener Untergruppen zu gelten haben. Bei *Correa*, die auf das südliche Australien beschränkt ist, finden wir vollständige Sympetalie der Blumenkrone, dasselbe auch bei *Nematolepis* Turcz. im südlichen West-Australien, doch kommt hier noch hinzu, dafs die Staubblätter mit Ligularbildungen versehen sind wie bei der Gattung *Chorilaena* Endl., welche auch nur auf einen kleinen Theil West-Australiens beschränkt ist. Bei den ebenfalls nur in West-Australien entwickelten *Diplolaeninae*, welche ebenso wie die *Nematolepidinae* sich mehr an die *Eriostemoninae* und am meisten an die Gattungen *Phebalium* A. Juss. anschliefsen, sind die Blüthen der einzelnen Blüthenstände dicht köpfchenförmig zusammengedrängt, die Tragblätter der Inflorescenz zu einem dreireihigen Involucrum vereinigt und die inneren Blätter corollinisch; in Correlation mit dieser Vergröfserung der Tragblätter steht die gänzliche Verkümmerung der Kelchblätter und eine erhebliche Verkleinerung der Blumenblätter, während die Staubblätter und Griffel sehr stark verlängert sind. Auf diese Weise hat der Blüthenstand grofse Ähnlichkeit mit einer Einzelblüthe bekommen. Ein Blick auf die Darstellung der Verbreitung der *Boronieae* zeigt, dafs dieselben mit Ausnahme von *Boronia* Smith und *Philotheca* Rudge auch in Nord-Australien fehlen; sie gedeihen am besten in den extratropischen Gebieten Australiens. Dafs sie auch auf Neu-Kaledonien mit mehreren Arten und theilweise endemischen Gattungen vertreten sind, dürfte auf den auch durch andere Verbreitungserscheinungen höchst wahrscheinlich gemachten einstigen Zusammenhang dieser Insel mit dem australischen Festland zurückzuführen sein. Die einzige neuseeländische Boroniee *Phebalium nudum* Hook f. steht dem ost-australischen *Ph. elatius* F. Müll. sehr nahe; es ist daher nicht ganz unwahrscheinlich, dafs diese Art aus Ost-Australien in Neu-Seeland eingewandert ist. Im Allgemeinen liegen bei den *Boronieae* die Verhältnisse für die Verbreitung der Samen durch Vögel nicht so günstig wie bei den *Xanthoxyleae*, da die Samen nach dem Aufspringen der Früchte bald ausfallen, während sie bei den *Xanthoxyleae* meist lange Zeit von dem Funiculus festgehalten werden.

Die ungemein formenreiche Entwickelung der *Boronieae* auf Australien mit sparsamerer Vertretung auf Neu-Kaledonien hat bekanntlich ihr Analogon bei zahlreichen anderen Familien oder Unterfamilien, von denen einzelne auch auf Australien beschränkt sind, ich erinnere nur an die *Asphodeloideae-Johnsonieae, Dasypogoneae, Lomandreae, Calectasieae*; an die *Casuarinaceae*, an die *Proteaceae-Persoonioideae-Persoonieae, Franklandieae* und *Conospermeae, Grevilleoideae-Grevilleeae* und *Banksieae*; an die *Euphorbiaceae-Stenolobeae*; an die *Sterculiaceae-Lasiopetaleae*; an die *Dilleniaceae-Hibbertieae*; an die *Myrtaceae-Leptospermeae* und *Chamaelaucieae*; an die *Labiatae-Prostantheroideae*. Es ist aber auch darauf aufmerksam zu machen, dafs in ähnlicher Weise wie die *Boronieae* Australiens sich morphologisch an die weiter verbreiteten *Xanthoxyleae* anschliefsen, auch mehrere der genannten Pflanzengruppen mit anderen weiter verbreiteten Gruppen derselben Familien nahe verwandt sind, und ferner ist hervorzuheben, dafs in ähnlicher Weise wie bei den *Boronieae-Nematolepidinae* und *Diplolaeninae* auch bei mehreren der anderen Pflanzengruppen sehr gedrängte Blüthenstände, theilweise mit reducirten Blüthen auftreten. So finden wir bei den *Johnsonieae, Dasypogoneae* und *Lomandreae* gedrängte ährenförmige oder köpfchenförmige Blüthenstände, bei welchen die Blüthen mehr oder weniger von Hochblättern bedeckt und mit häutigen oder hochblattartigen Blüthenhüllen versehen sind. Unter den australischen *Proteaceae* sind die *Banksicae* durch sehr gedrängte, zusammengesetzte, ährenförmige oder kopfförmige Blüthenstände ausgezeichnet, während die ihnen nahestehenden und weiter verbreiteten *Grevilleeae* vielfach noch weniger gedrängte Blüthenstände aufzuweisen haben. Die *Lasiopetaleae* sind nach Schumann (in Engler-Prantl, Pflanzenfam. IV. 6 S. 90) mit den weit verbreiteten *Büttnerieae* nahe verwandt und speciell mit der nicht blofs in Australien, sondern auch auf Madagascar vorkommenden Gattung *Rulingia*; ihre Blumenblätter sind klein und schuppenförmig oder fehlen ganz; hier sind die Blüthen reducirt, während der Blüthenstand bei den meisten noch ein lockerer ist. Bei den australischen *Dilleniaceae-Hibbertieae* finden sich häufig unterhalb der einzeln stehenden Blüthen mehrere Vorblätter, welche darauf schliefsen lassen, dafs ursprünglich dichasiale Blüthenstände vorhanden waren, von denen nur die Endblüthe zur Entwickelung gelangt ist. Die in Australien so ungemein reich entwickelten *Myrtaceae-Leptospermoideae* sind mit wenigen Arten auch im indisch-malayischen Gebiet

und im Kapland vertreten; aber die Gruppe der *Chamaelaucieae* ist auf Australien beschränkt; sie ist zugleich diejenige, bei welcher die Familie der *Myrtaceae* die weitestgehende Reduction erreicht hat, indem das Gynäceum auf ein Carpell reducirt ist, das meist nur wenige Samenanlagen und bei der Reife nur einen Samen enthält; bei der zu dieser Gruppe gehörigen Gattung *Darwinia* sehen wir die Kelchblätter und Blumenblätter in der mannigfachsten Weise entwickelt, bisweilen ganz reducirt und schliefslich bei *Darwinia macrostegia* (Turcz.) Benth. und einigen anderen Arten einen köpfchenförmigen Blüthenstand mit hochentwickelten corollinischen Involucralblättern. Endlich ist auch noch darauf hinzuweisen, dafs bei allen genannten Gruppen mit gedrängten Blüthenständen oder reducirten Blüthen die meisten Arten in West- und Süd-Australien anzutreffen sind, wo eben auch die gedrängtblüthigen *Boronieae* vorkommen. Es hängt dies wohl damit zusammen, dafs in Süd- und West-Australien auf die Zeit der Winterregen ein langer regenloser Sommer erfolgt, der der Entwickelung geschlossener Blüthenstände mit sitzenden Blüthen besonders günstig ist. Dafs auch unter anderen klimatischen Verhältnissen und in anderen Erdtheilen Pflanzen mit verkürzten Blüthenständen häufig genug vorkommen, ist ja bekannt; hier handelt es sich blofs darum, zu zeigen, dafs bei einem Theil der Australien eigenthümlichen Gruppen eine bestimmte Entwickelungsrichtung in West-Australien häufiger ist als in Ost-Australien.

## *Rutoideae-Diosmeae.*

Wir kommen nun zu den *Diosmeae*, die mit nahezu 180 Arten in Süd-Afrika auf einen viel kleineren Raum eingeschränkt sind als die *Boronieae* in Australien. Die Frucht zeigt äufserlich dieselbe Beschaffenheit wie bei den *Xanthoxyleae* und *Boronieae*, aber das Nährgewebe wird hier frühzeitig vom Embryo aufgenommen, und die reifen Samen enthalten nur den letzteren mit dicken fleischigen Keimblättern; es sind somit die *Diosmeae* in ihrer Samenentwickelung weiter vorgeschritten als die *Boronieae* und die meisten *Xanthoxyleae*; auch im Andröceum ist meistens der Fortschritt eingetreten, dass die vor den Blumenblättern stehenden Staubblätter staminodial geworden oder ganz abortirt sind. Es sind 3 Untergruppen zu unterscheiden, die *Calodendrinae* mit der monotypischen Gattung *Calo-*

*dendron* Thunb., ein schöner Baum mit grofsen, schwach zygomorphen Blüthen und theilweise anhaftendem Endocarp in den Früchten, vom östlichen Theil der Kapkolonie bis Natal verbreitet und auch im Hochland von Leikipia, die sehr zahlreichen *Diosminae*, meist kleine Sträucher mit einfachen Blättern, oft von heidekrautartigem Habitus, meist mit zahlreichen bunten für Insectenbefruchtung eingerichteten Blüthen, und die *Empleurinae*, eine sehr kleine Gruppe mit eingeschlechtlichen Blüthen, die bei *Empleurum* Soland. blumenblattlos geworden sind und, wenn sie weiblich sind, nur ein einziges fertiles Carpell entwickeln. Diese *Diosmeae* stehen den *Xanthoxyleae-Evodiinae* nicht so nahe wie die *Boronieae*, aber sie kommen doch dieser Untergruppe der *Xanthoxyleae* näher als jeder anderen, zumal gerade einzelne Gattungen der *Evodiinae* auch nährgewebslose Samen besitzen; irgend welche engere Verbindung mit einer der jetzt lebenden Gattungen der *Evodiinae* ist aber nicht zu constatiren; sie müssen sich daher von ihnen sehr frühzeitig abgezweigt haben. Noch mehr als bei den *Boronieae* tritt bei den *Diosmeae* im Gegensatz zu den *Evodiinae* die continentale Verbreitung hervor, welche darauf beruht, dafs, wie bei den *Boronieae*, die Samen aus den sich öffnenden Früchten bald herausfallen und nicht, wie bei den *Evodiinae*, lange Zeit den Vögeln zugänglich sind, demnach auch nicht über das Meer hinweg transportirt werden können.

## *Rutoideae-Cusparieae.*

Eine dritte von den *Xanthoxyleae* abzuleitende Gruppe ist die der *Cusparieae* im tropischen Amerika. Bei den *Pilocarpinae* mit den Gattungen *Pilocarpus* Vahl, *Esenbeckia* H. B. Kunth und *Metrodorea* St. Hil. finden wir noch Blüthen mit schwach corollinischer Ausbildung, wie sie etwa bei *Fagara* L. und *Evodia* Forst. vorkommen. Ein engerer Anschlufs dieser Gattungen an die im tropischen Süd-Amerika so reich entwickelte Gattung *Fagara* L. ist nicht vorhanden; dagegen dürften diese *Cusparieae* von dem Xanthoxyleen-Stamm herzuleiten sein, aus dem die hauptsächlich in Central-Amerika und West-Indien heimischen *Choisyinae* entstanden sind, sicher aber nicht direct von den *Choisyinae*; denn in der Ausbildung der Blumenkrone stehen die *Cusparieae-Pilocarpinae* auf niederer Stufe als die *Choisyinae*, durch die Entwickelung nährgewebsloser Samen stehen sie auf höherer

Stufe als diese. Von den 3 Gattungen der *Pilocarpinae* nimmt wieder *Pilocarpus* Vahl, welche nur wenig über das continentale Süd-Amerika hinaus verbreitet ist, durch die traubige Anordnung der Blüthen und die bei der Reife weitergehende Trennung der Carpelle eine Sonderstellung gegenüber den beiden Gattungen *Esenbeckia* H. B. Kunth und *Metrodorea* St. Hil. ein, welche unter einander näher verwandt sind. *Metrodorea* St. Hil. ist auf einen kleinen Bezirk im süd-östlichen Brasilien beschränkt, *Esenbeckia* H. B. Kunth dagegen ist über Süd-Amerika hinaus bis nach West-Indien und Mexiko verbreitet. Bei *Pilocarpus* Vahl finden wir fiederige Blätter, gedreite und einfache, während bei den beiden anderen Gattungen ausschliefslich gedreite Blätter vorkommen, welche auch bei den meisten amerikanischen *Toddalieae* angetroffen werden; da nun diese auch ziemlich kleine, grünliche oder grünlich weifse Blüthen besitzen, so sind dieselben im blühenden Zustande oft den Esenbeckien sehr ähnlich, und es ist bei Fehlen von Früchten Unsicherheit bezüglich der systematischen Stellung vorhanden.

Die zweite Untergruppe der *Cusparieae*, die *Cuspariinae*, umfafst aufser der einzigen einjährigen Gattung der Familie, aufser *Monnieria* L. zahlreiche Gattungen kleiner Bäumchen und Sträucher, welche entsprechend ihrem ausschliefslichen Vorkommen in den feuchten Tropenwäldern Amerikas grofsentheils sehr ansehnliche gefingerte oder gedreite oder auch auf ein Blättchen reducirte Blätter besitzen. Während die Fruchtbildung ganz mit der der *Pilocarpinae* übereinstimmt, der Embryo auch wie dort stark gekrümmt ist, tritt in den Blüthen der *Cusparieae* eine so weitgehende fortschreitende Entwickelung hervor, wie bei keiner anderen Gruppe der Familie. Die Blütenaxe stellt nicht selten einen concaven Becher oder einen hohlen Cylinder dar, welcher den unteren Theil des Fruchtknotens umschliefst und bisweilen mit den Staubblättern abwechselnde Effigurationen besitzt; bei der stark zygomorphen Blüthe von *Monnieria* L. wird der Discus einseitig. Die Kelchblätter zeigen bei *Erythrochiton* sehr weitgehende Verwachsung und corollinische Färbung, während bei *Ravenia* Vell. und *Monnieria* L. die frei bleibenden äufseren Kelchblätter sich auffallend vergröfsern. Die Blumenblätter sind bei allen lineal-lanzettlich oder länglich und aufgerichtet; bei *Leptothyrsa* Hook. f., *Almeidea* St. Hil. und *Spiranthera* St. Hil. sind sie noch frei; aber bei den zahlreichen übrigen Gattungen hat die aufrechte Stellung der seitlich an einander liegenden Blumenblätter zu

vollständiger Sympetalie geführt, wie bei *Correa*. Die Blüthen waren nach dieser Gestaltung vorzugsweise zur Bestäubung durch Insecten mit Rüssel geeignet. Es ist nun durchaus wahrscheinlich, dafs mit dem Fortschritt der Insectenbefruchtung in dieser Gruppe die Zygomorphie weiter vorgeschritten ist und sich namentlich auch auf das Andröceum erstreckt hat. Vielfach finden wir 2 hinten stehende Staubblätter, das mediane und ein seitliches kräftiger entwickelt als die übrigen 3, oder sie sind allein fertil, und die 3 vorderen Staubblätter in Staminodien umgewandelt. Auch bei dieser Gruppe fallen die reifen, ziemlich grofsen Samen bald aus; es ist somit auch hier mehr die continentale Verbreitung begünstigt. Die Gattungen *Erythrochiton* Nees et Mart., *Raputia* Aubl. und *Ravenia* Vell. sind am weitesten verbreitet, wenn auch arm an Arten; alle übrigen Gattungen überschreiten nicht die Landenge von Panama; am artenreichsten und verbreitetsten ist unter diesen *Cusparia*, während die meisten anderen Gattungen nur kleine Bezirke einnehmen. Die ganze geographische Verbreitung der *Cusparüinae* und ihre eigenartige morphologische Entwickelung zeigt, dafs ihre Verbreitung von Süd-Amerika ausgegangen ist; sie müssen sich frühzeitig von dem Stamm der *Xanthoxyleae*, aus dem die *Pilocarpinae* hervorgegangen sind, abgezweigt haben. Für ein sehr hohes Alter der *Cusparüinae* spricht auch der Umstand, dafs die Areale der gröfseren Gattungen sehr unterbrochen sind.

## *Toddalioideae.*

Es bleiben uns nun von den gröfseren Gruppen der Rutaceen noch die *Toddalioideae* und *Aurantioideae* übrig, beide mit weitergehender Vereinigung der Carpelle als die *Rutoideae*; die ersteren steinfrüchtig mit nur theilweise saftigem Pericarp oder mit trockenen Flügelfrüchten, die letzteren mit ganz fleischigem Pericarp, somit beide zur Verbreitung durch Vögel geeignet. Bei den steinfrüchtigen *Toddalioideae* ist der Same im Magen des Vogels durch das steinige oder krustige Endocarp mehr geschützt als bei den *Aurantioideae*, doch ist bei letzteren die Samenschale meist dicker als bei den ersteren. Die *Toddalioideae* sondern sich in die pluricarpellären *Toddaliinae* und *Pteleinae* und in die unicarpellären *Amyridinae*. Die *Toddaliinae* sind in fast allen tropischen und subtropischen Ländern, wenn auch nirgends in grofser Zahl anzutreffen.

Im nördlichen extratropischen Küstengelände des stillen Oceans haben wir zunächst die Gattung *Phellodendron* Rupr. im Amurland und auf Japan, vom Habitus der in Ost-Asien vorkommenden *Fagara*-Arten und dadurch von den übrigen *Toddalieae* abweichend; im tropischen Küstengelände des stillen Oceans finden wir im Westen und zum Theil weit nach Indien und China verbreitet die Gattung *Acronychia* Forst. mit etwa 17 Arten, und an sie schliefsen sich die ebenfalls mit einfachen Blättern versehenen Gattungen *Skimmia* Thunb. und *Halfordia* F. Muell. an, die erstere von der Grenze Afghanistans an durch den Himalaya bis Hupeh verbreitet und dann auch in Japan und auf Sachalin, die letztere im tropischen Ost-Australien und auf Neu-Kaledonien zusammen mit *Acronychia*. Sodann erreicht ebenfalls die Küsten des stillen Oceans die kletternde *Toddalia aculeata* Lam., welche auch im Himalaya, in den Gebirgen Vorder-Indiens, auf den Mascarenen, auf Madagascar und in den Gebirgen Ost-Afrikas nicht selten ist; das zerstreute Vorkommen dieser Art in von einander entfernten tropischen Gebirgsländern ist auf keinen Fall anders zu erklären als durch den von Vögeln bewirkten Transport. Mit *Toddalia* verwandt sind *Toddaliopsis* Engl. und *Vepris* Comm., von denen die erstere nur an der Ostküste Afrikas, die andere in Ost-Afrika, auf Madagascar, den Mascarenen und im westlichen Vorder-Indien mit 6 Arten vertreten ist. Aufser diesen 3 unter einander ziemlich nahe verwandten, in Afrika vorkommenden Gattungen ist im westlichen tropischen Afrika noch eine neue Gattung *Araliopsis* Engl. endemisch, die durch 2-samige Steinkerne charakterisirt ist, ein Verhalten, welches auch bei der süd-amerikanischen Gattung *Hortia* Vandelli vorkommt, doch hat diese mit *Araliopsis* sonst nichts gemein. Mit den altweltlichen Gattungen der *Toddaliinae* stimmen auch die einander ziemlich nahe stehenden Gattungen *Sargentia* Wats. und *Casimiroa* Llav. et Lex. nur in den allgemeinen Blüthenverhältnissen überein, dagegen weichen sie von den altweltlichen Gattungen hauptsächlich durch ihr sehr fleischiges Sarcocarp ab, und *Casimiroa*, deren Samen wir kennen, ist ganz besonders durch die grofsen Früchte mit nährgewebslosen Samen und dicken Kotyledonen charakterisirt. Man wollte *Casimiroa* aus diesem Grunde auch zu den *Aurantioideae* stellen; aber die Früchte von *Casimiroa* besitzen krustige Steinkerne, wie sie bei den *Aurantioideae* nie vorkommen; die Beschaffenheit der Samen ist bei den *Toddalioideae* ebenso wie bei den *Xanthoxyleae* eine ungleiche. Jedenfalls stehen die amerikanischen *Toddaliinae* in keiner

nahen Verwandtschaft zu denen der alten Welt; es ist daher sehr wahrscheinlich, dafs sie sowohl in der alten wie in der neuen Welt gleichzeitig entstanden sind. Die Gruppe der *Pteleinae* dagegen, welche durch geflügelte Trockenfrüchte charakterisirt ist, fehlt in der alten Welt gänzlich; die beiden Gattungen *Balfourodendron* Hook. f. und *Helietta* Tul. sind auf das tropische Amerika, *Ptelea* L. auf das extratropische Nord-Amerika beschränkt. Irgend welcher Übergang zwischen dieser Untergruppe und der der *Toddaliinae* in der Fruchtbildung existirt nicht. Den *Toddalieae* sind auch die *Amyridinae* anzureihen, welche sich von den nährgewebslosen *Toddaliinae* nur dadurch unterscheiden, dafs das Gynäceum ein einziges Carpell enthält; im tropischen und extratropischen Afrika haben wir nur die 6 Arten zählende Gattung *Teclea* Delile, welche von Abyssinien bis Natal, auf Madagascar und den Comoren verbreitet ist, in West-Indien und Central-Amerika, sowie in den angrenzenden Gebieten die Gattung *Amyris* (P. Br.) L. mit etwa 14 Arten. Ein Übergang von den unicarpellären *Amyridinae* zu den pluricarpellären *Toddaliinae* ist nicht vorhanden; mir scheint es wahrscheinlich, dafs diese Gruppe diphyletisch ist, denn die afrikanischen *Teclea* haben habituell mit den amerikanischen *Amyris* wenig Merkmale gemein und anderseits sind die *Teclea*, abgesehen von der Entwickelung nur eines Carpelles, den Gattungen *Vepris* und *Toddaliopsis* recht nahestehend.

## *Aurantioideae.*

Die *Aurantioideae* sind, wie die Verbreitungskärtchen angeben, ausschliefslich in der alten Welt und zwar vorzugsweise im indisch-malayischen Gebiet heimisch, namentlich auch in dem hierzu gehörigen tropischen Australien. Die *Aurantieae* können wir in 2 Untergruppen spalten, in die *Limoniinae* und *Citrinae*, erstere nur mit je 2 Samenanlagen in jedem Fach des Fruchtknotens, letztere mit mehreren Samenanlagen. Unter den *Limoniinae* haben die Gattungen *Micromelum* Bl., *Clausena* Burm., *Glycosmis* Correa, *Luvunga* Ham. den Habitus der *Xanthoxyleae-Evodiinae* und nur kleine Beerenfrüchte; besonderes Interesse gewährt von diesen Gattungen hinsichtlich der Verbreitung nur *Clausena* Burm., die über Vorder-Indien hinaus im tropischen und südlichen Afrika ausgedehnte Verbreitung ge-

funden hat. Für die Gattung *Triphasia* Lour., die durch 3-gliedrige mittelgroſse, weiſse Blüthen ausgezeichnet ist, habe ich kein Verbreitungskärtchen entworfen, da über die Heimat dieser in Vorder-Indien häufigen, im tropischen Asien und auch in West-Indien cultivirten Pflanze noch Zweifel bestehen. Anschaulichere Blüthen kommen bei *Murraya* L. und *Limonia* Burm. vor, von welcher Gattung ich auch 4 Arten im tropischen Afrika nachweisen konnte. Bei *Atalantia* Correa und *Paramignya* Wight, welche nur einfache Blattspreiten besitzen wie die meisten *Citrus*, auch wie diese nicht selten auffallende Verdorrung der ersten Blätter ihrer Knospen zeigen, treten ebenfalls gröſsere Blüthen mit weiſsen Blumenblättern auf; *Atalantia* Correa kommt auch den *Citrinae* noch dadurch näher, daſs die Staubfäden wie bei *Citrus* stark verbreitert sind und bisweilen mit einander verwachsen. Trotzdem möchte ich aber nicht annehmen, daſs die *Citrinae* von den *Limoniinae* abzuleiten seien, vielmehr halte ich es für das Wahrscheinlichere, daſs die älteren *Aurantioideae* sich in solche mit vieleiigen und zweieiigen Carpellen gesondert haben. Dazu kommt noch, daſs die *Citrinae* die Neigung besitzen, eine gröſsere Anzahl von Carpellen zu entwickeln, als Blumenblätter vorhanden sind, und daſs auch bei *Citrus* bisweilen Neigung zur Apocarpie beobachtet wird; es zeigen also die *Citrinae* in ihrem Gynäceum sehr ursprüngliche Verhältnisse. Unter den *Citrinae* nimmt dann wieder eine sehr eigenartige Stellung die in Vorder-Indien verbreitete *Feronia Elephantum* Correa ein, da die Carpellränder nicht vollständig zusammenschlieſsen, und die parietalen Placenten mit zahlreichen an den Flächen stehenden Samenanlagen besetzt sind. Bei *Aegle* Correa und *Citrus* L. stehen die Samenanlagen in 2 Reihen; aber auch diese beiden Gattungen sind nicht sehr nahe verwandt, denn *Aegle* hat die höchst auffallende Eigenschaft, daſs die Samen behaart sind, und die Polyandrie des Andröceums scheint nicht auf Spaltung von Primordien zu beruhen, wie sie bei *Citrus* beobachtet wird. Eine ziemlich auffallende Verbreitungserscheinung ist die, daſs aufser der in Ost-Indien verbreiteten *Aegle Marmelos* (L.) Correa noch eine zweite Art *A. Barteri* Hook. f. im Nigergebiet des tropischen Afrika vorkommt. Über die Heimat der cultivirten *Citrus*-Arten herrscht noch groſse Ungewiſsheit, da sie in den wärmeren Ländern, wo sie einmal cultivirt werden, auch verwildern; auf unserem Kärtchen sind nur diejenigen Gebiete eingezeichnet, in denen das Vorkommen von *Citrus* ein sicher oder höchst wahrscheinlich spontanes ist. (Vergl. hierüber *Citrus*

in Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien III 4, S. 196–200, sowie auch für die übrigen Gattungen die dort gemachten Verbreitungsangaben.)

---

Wenn wir die Verbreitungserscheinungen innerhalb der Familie der Rutaceen und die Entwickelung der einzelnen Gruppen noch einmal überblicken, so treten uns als Ergebnisse von allgemeinerer Bedeutung folgende entgegen:

1. Einige Gruppen zeigen einen grofsen Reichthum nahe verwandter Formen auf beschränktem Gebiet. Dies ist im höchsten Grade der Fall bei den *Rutoideae-Diosmeae* und *Rutoideae-Boronieae*. Ihre Gattungen und in diesen die Arten stehen einander so nahe, dafs wir diese Gruppen als auf dem Höhepunkt der Entwickelung befindlich ansehen können. Nichtsdestoweniger bleiben sie auf engere Gebiete beschränkt wegen ihrer Organisation. Beide Gruppen enthalten subtropische dauerblättrige Sträucher und Halbsträucher, welche einerseits von den ausgesprochenen Xerophytengebieten, anderseits von den Gebieten der Hydromegathermen ausgeschlossen sind. Der Ursprung dieser Gruppen mufs in den südlichen extratropischen Gebieten gewesen sein; sie haben sich nicht weiter nach dem Aequator hin verbreiten können, weil einerseits ein Klima mit länger andauernder Feuchtigkeit und Wärme, anderseits ein Klima mit sehr langer Trockenperiode ihrer Verbreitung entgegentrat; da sie ferner ihre Samen bald auswerfen, und dieselben wohl nur selten im keimfähigen Zustande über das Meer gelangen, so sind sie auf enge Gebiete beschränkt geblieben. Bei diesem Verhalten der *Diosmeae* und *Boronieae* ist sowohl die Existenz von *Calodendron* in den Gebirgen von Leikipia wie das Vorkommen einiger eigenthümlicher Gattungen der *Boronieae* in Neu-Kaledonien sehr beachtenswerth. *Calodendron* ist, wie mehrere andere kapländische Arten und Gattungen, in Ost-Afrika nur auf den Gebirgen anzutreffen, welche einstmals unter einander und mit denen Süd-Afrikas in gröfserem Zusammenhang standen als jetzt. Somit ist das disjuncte Vorkommen von *Calodendron* dadurch zu erklären, dafs in dem ehemals mehr zusammenhängenden Areal Lücken entstanden sind. Dafs von den *Boronieae* einige eigenthümliche Gattungen in Neu-Kaledonien vorkommen, trotzdem die *Boronieae* sich im Allgemeinen nicht über das Meer hinweg verbreiten,

spricht dafür, dafs einst ein indirecter Zusammenhang zwischen Australien und Neu-Kaledonien bestand. Es wird von Suefs (Antlitz der Erde II. 203) darauf aufmerksam gemacht, dafs nach Clarke die östliche Fortsetzung des australischen Festlandes durch eine jüngere Senkung abgeschnitten sei, da die die Südküste Australiens begleitenden Meeresablagerungen der ganzen Ostküste fehlen, und dafs auf Lord Howes-Insel sich Reste riesiger Landthiere, von Eidechsen, gefunden haben, welche daselbst in noch sehr junger Zeit lebten. Die grofse Verwandtschaft der neu-kaledonischen Flora mit der von Australien macht es durchaus wahrscheinlich, dafs über die Lord Howes-Insel hinweg eine Verbindung Australiens mit Neu-Kaledonien bestanden hat. — Wir finden ferner in einzelnen Gebieten eine ganz besonders reiche Entwickelung einer Gattung oder einer Gattungssection; solche zeigt *Fagara* Sect. *Tobinia* in West-Indien und Columbien, welches oreographisch durch den Inselbogen der Antillen und nicht durch die Landenge von Panama mit Mexiko verbunden ist, *Fagara* Sect. *Blackburnia* mit einem sehr eigenartigen und Neubildungen zeigenden Formenschwarm auf den Sandwich-Inseln, *Platydesma* mit 4 Arten und *Pelea* Sect. *Eupelea* ebenda, *Ruta* Untergattung *Haplophyllum* mit etwa 50 Arten vorzugsweise im östlichen Mittelmeergebiet und Central-Asien und zwar mit Arten, welche so verschiedenartige Carpell- und Fruchtbildung aufweisen, dafs, wenn einstmals die Bindeglieder verschwunden sein sollten, mit Leichtigkeit mehrere Gattungen daraus gemacht werden könnten, *Metrodorea* im südlichen Brasilien, ein Theil der *Cusparieae* (*Cusparia, Galipea, Ticorea*) in Süd-Amerika, *Amyris* mit etwa 13 Arten auf dem schon oben erwähnten Bogen, der von Mexiko über die Antillen nach Columbien führt, *Teclea* im tropischen Afrika, *Glycosmis* im indisch-malayischen Gebiet. Diese Thatsachen sind für die Entwickelung der Arten ganz besonders lehrreich, weil sie zeigen, wie in einem Gebiet, welches einem Typus besonders zusagende Bedingungen gewährt, derselbe sich in ähnlicher Mannigfaltigkeit ausgestalten kann, wie bisweilen eine Culturpflanze, von welcher auf einem ihr zusagenden Terrain durch künstliche Fernhaltung der Concurrenten zahlreiche Varietäten erhalten werden.

2. Einige Gruppen zeigen auf beschränktem Gebiet eine ziemlich grofse Zahl entfernt stehender Formen oder Gattungen, so die *Xanthoxyleae-Evodiinae* (6 Gattungen) in Ost-Australien, die *Xanthoxyleae-Decatropidinae* (3 meist monotypische Gattungen) in Mexiko und

West-Indien, die *Choisyinae* (3 Gattungen) in Mexiko und West-Indien, die *Xanthoxyleae-Lunasiinae* und die *Aurantieae* im indisch-malayischen Gebiet. Diese Gruppen stehen gerade im Gegensatz zu denen der vorigen Kategorie; es sind Gruppen, welche ein hohes Alter besitzen müssen, da die Bindeglieder zwischen den jetzt noch existirenden Gattungen fehlen.

3. Einige Gruppen und Gattungen besitzen ± zahlreiche Formen in von einander entfernten Gebieten, so *Xanthoxylum* in der nördlichen Hemisphaere, *Fagara* in der nördlichen und südlichen Hemisphaere, *Evodia* mit *Boninia* und *Orixa* auf der östlichen Halbkugel, *Clausena* und *Toddalia* im palaeotropischen Gebiet. Dies sind entweder Gattungen, deren Samen oder Früchte zur transoceanischen Verbreitung durch Vögel geeignet sind, oder es sind sehr alte Gattungen, welche früher mehr polwärts existirt haben müssen und, gegen den Aequator hin gewandert, nunmehr durch gröfsere Zwischenräume von einander getrennt sind. Das erste trifft für die meisten *Xanthoxyleae-Evodiinae* zu, das zweite aufserdem für die Gattung *Xanthoxylum*.

4. Einzelne Gruppen und Gattungen enthalten nur wenige Formen, die in weit von einander entfernten Gebieten vorkommen. Hier sei erinnert an die *Choisyinae*, zu denen ich aufser 2 central-amerikanischen Gattungen und einer west-indischen auch noch einige pacifische rechne; ferner an das disjuncte Vorkommen der Arten von *Thamnosma, Raputia, Erythrochiton, Ravenia*, an die getrennten Areale der 3 Gattungen der *Pteleinae* und der zahlreicheren *Toddaliinae*. Man ist oft geneigt, in solchen Fällen anzunehmen, dafs man Reste von früher weiter verbreiteten und formenreicheren Gruppen oder Gattungen vor sich habe; es ist dies aber bei den genannten Rutaceen schwerlich durchweg der Fall; viel mehr hat bei einigen Gattungen die Annahme für sich, dafs ältere ausgestorbene Gattungen einer weiter verbreiteten Gruppe an entfernten Stellen der Erde zu ähnlichen Bildungen gelangt sind. So ist es unwahrscheinlich, dafs die flügelfrüchtigen *Pteleinae* alle direct von einer gemeinsamen Stammform der *Toddalieae* abstammen; es kann die Flügelbildung sehr wohl dreimal, in Nord-Amerika (*Ptelea*), in Central-Amerika (*Helietta*) und in Süd-Amerika (*Balfourodendron*), eingetreten sein. Namentlich aber bei *Thamnosma* ist es höchst unwahrscheinlich, dafs die 4 bekannten Arten die Reste einer einst in der alten und neuen Welt mit zahlreichen Arten vertretenen Gattung seien. Die beiden altweltlichen Arten, welche habituell recht ver-

schieden sind, haben beide stachelige, die beiden neuweltlichen dagegen haben glatte Samen. Nun sind aber diese neuweltlichen Arten auch noch dadurch ausgezeichnet, dafs ihr Fruchtknoten deutlich gestielt ist; der Grund, weshalb alle 4 Arten zu einer Gattung gerechnet werden, liegt darin, dafs bei ihnen allein unter den *Rutinae* der Fruchtknoten bicarpellär ist. Es ist aber sehr wohl denkbar, dafs die Verminderung der Glieder im Gynäceum bei 2 verschiedenen älteren Gattungen der *Rutinae* eingetreten ist, und dafs der Unterschied in der Samenschale auch wichtig genug ist, um 2 Gattungen *Thamnosma* und *Palaeothamnosma* zu unterscheiden, von denen die erstere sich mehr an *Boenninghausenia* und *Psilopeganum*, die letztere mehr an *Ruta* anschliefsen dürfte. Hingegen sind die anderen oben erwähnten Gattungen *Erythrochiton*, *Ravenia* und *Raputia* in allen ihren Arten von anderen Gattungen der *Cusparieae* so verschieden, dafs man jede als eine natürliche Gattung ansehen kann, die jetzt nur noch in einer geringen Zahl von Arten in weit von einander entfernten Gebieten erhalten ist.

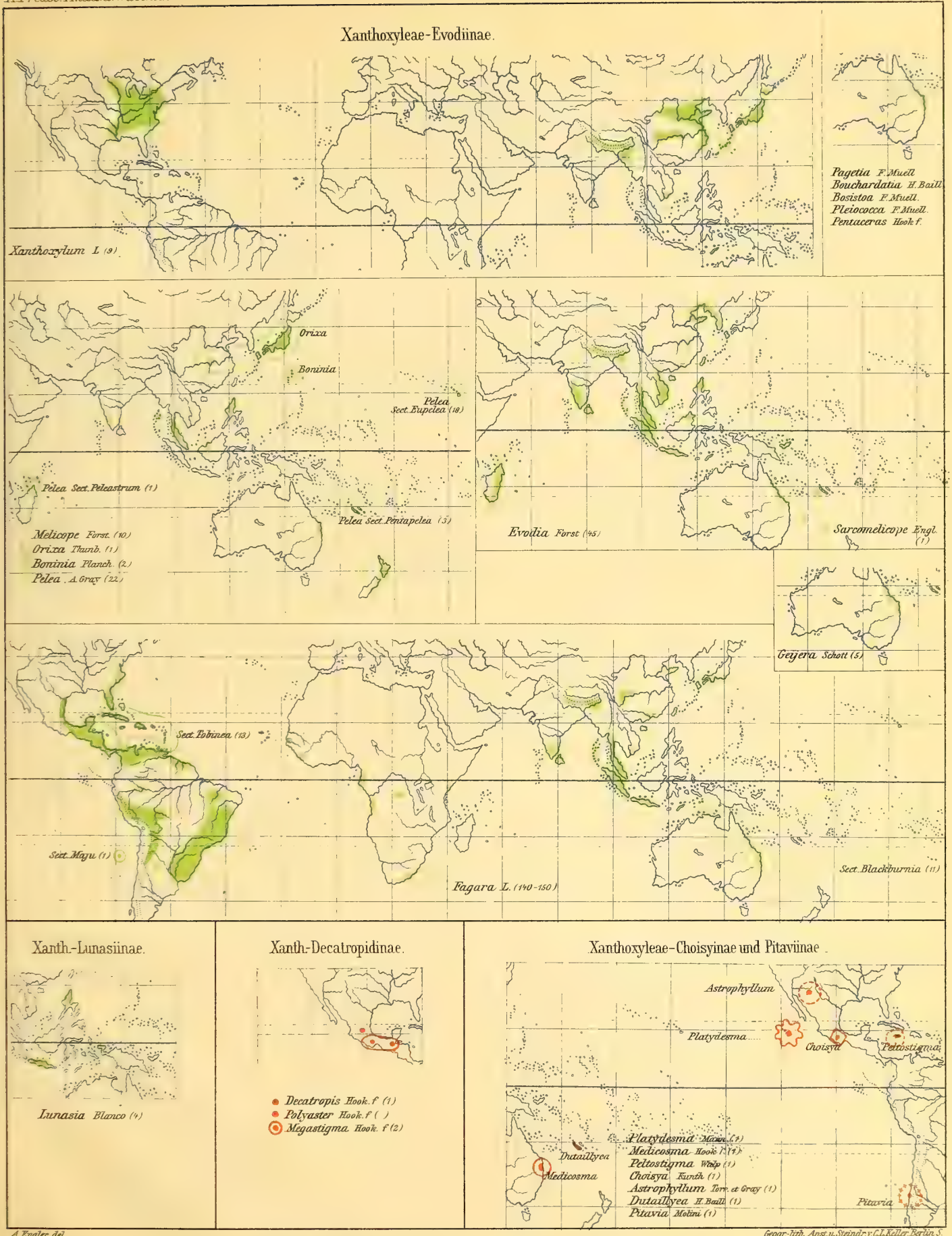
5. Endlich rechnen wir zu den Rutaceen noch einige morphologisch innerhalb der Familie ganz isolirte und formenarme Gattungen wie *Spathelia*, *Chloroxylon*, *Dictyoloma*, von denen man annehmen mufs, dafs sie nicht aus einer der gröfseren und weiter verbreiteten Gruppen hervorgegangen, sondern vielmehr neben diesen entstanden und nicht zu weiterer Entwickelung gelangt sind.

---

## Erklärung der 3 Tafeln.

Die Verbreitung der einzelnen Gattungen ist durch grüne oder rothe Färbung ihrer Areale angedeutet, und zwar wurde bei den Gattungen mit grünlichen oder grünlich-weifsen Blumenblättern grün, bei den Gattungen mit lebhafter gefärbten Blüthen roth verwendet. In der Gruppe der *Rutinae* jedoch wurde für *Ruta* ebenfalls grün gewählt, um das Areal dieser Gattung neben dem der übrigen besser hervortreten zu lassen.

Berlin, gedruckt in der Reichsdruckerei.

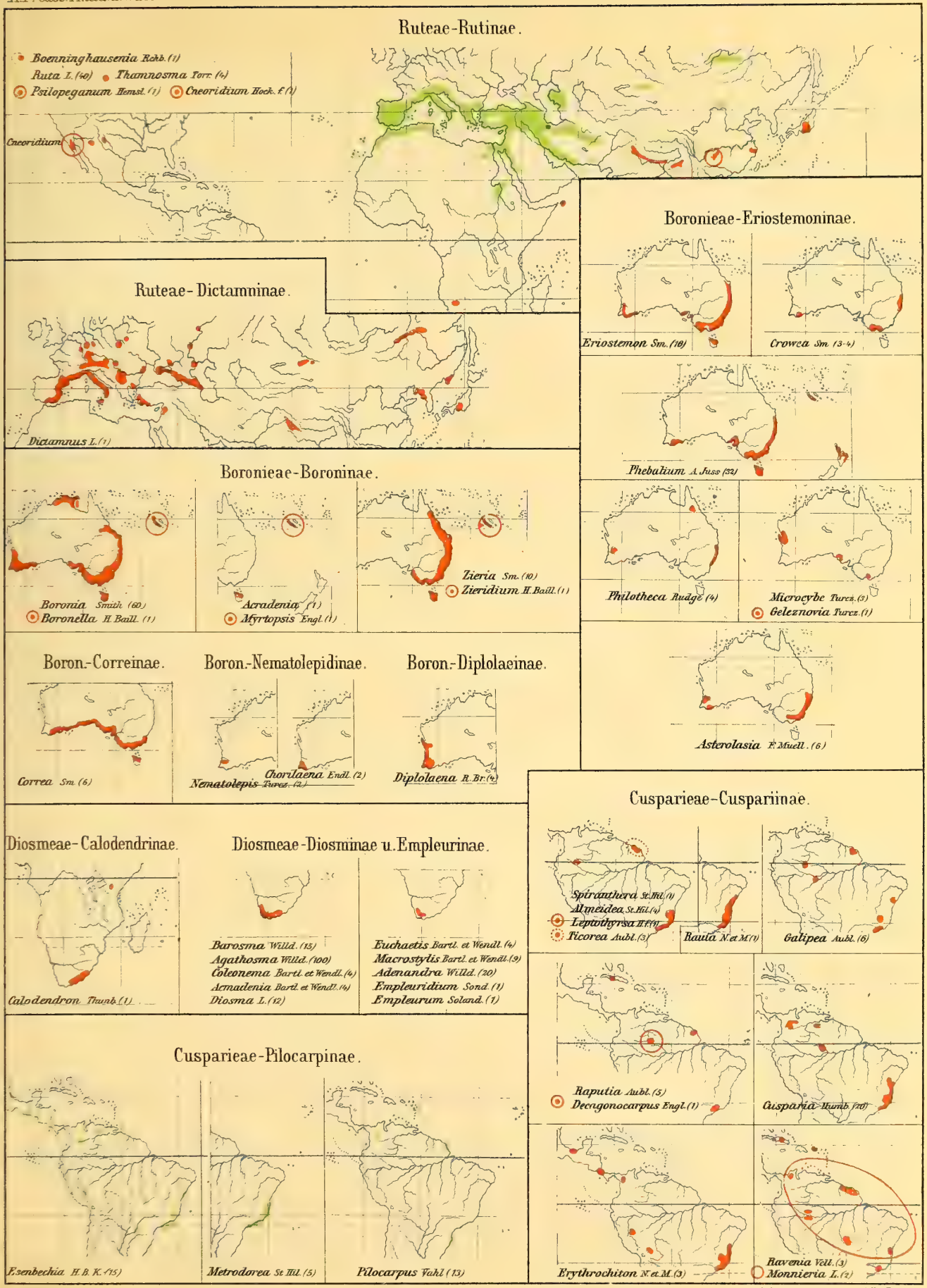



A. Engler del.

Geogr.-lith. Anst. u. Steindr. v. C. L. Keller, Berlin S.

# Engler: Geographische Verbreitung der Rutaceen.

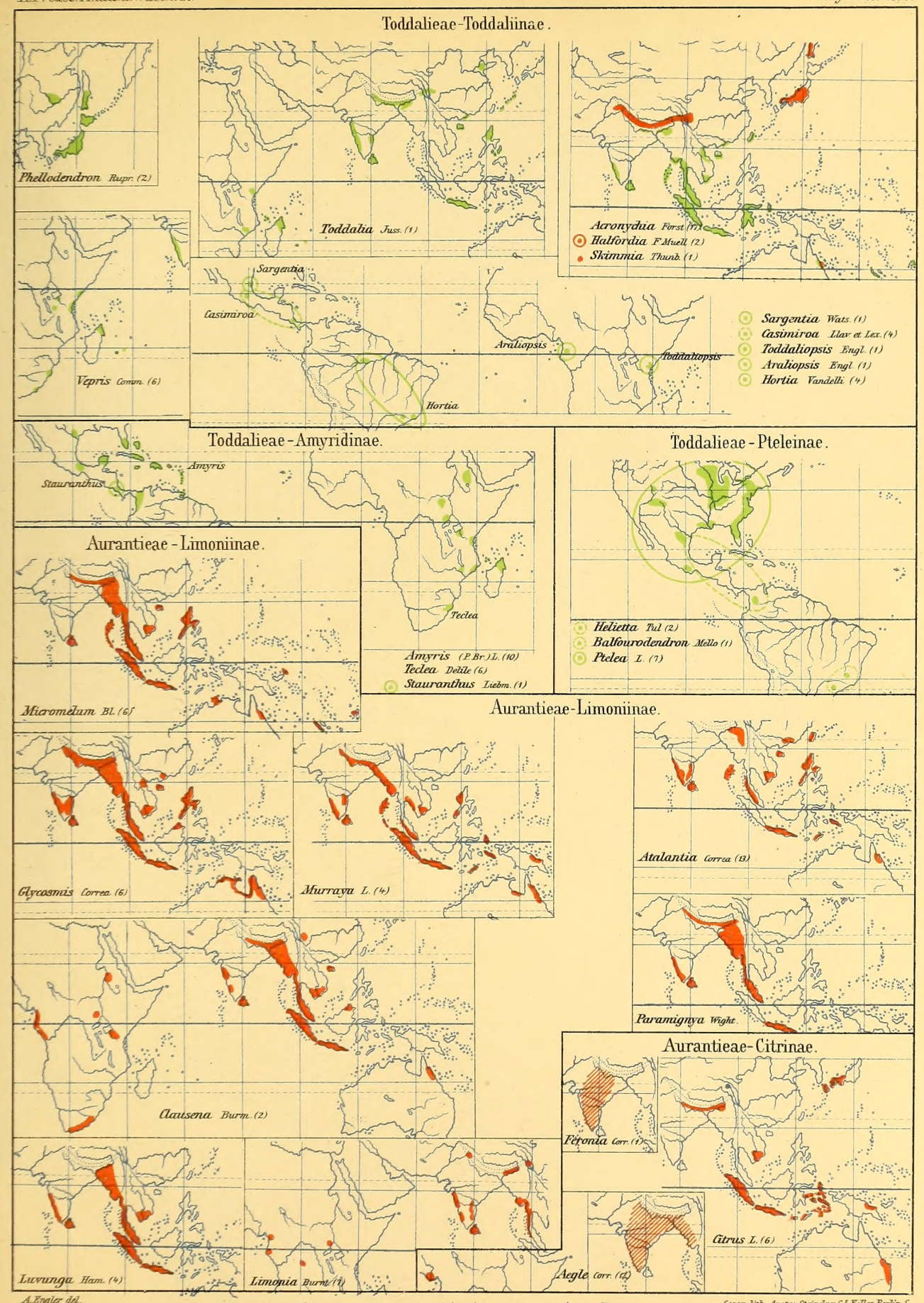
## Taf. I. Verbreitung der Rutoideae-Xanthoxyleae.




A. Engler del. Geogr.-lith. Anst. u. Steindr. v. C. L. Keller, Berlin S.

# Engler: Geographische Verbreitung der Rutaceen.

Taf. II. Verbreitung der Rutoideae-Ruteae, Boronieae, Diosmeae, Cuspariieae.




A. Engler del.

Geogr.-lith. Anst. u. Steindr. v. C. L. Keller, Berlin S.

Engler: Geographische Verbreitung der Rutaceen.

Taf. III. Verbreitung der Toddalieae und Aurantieae.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00596 8623

Berlin, gedruckt in der Reichsdruckerei.